УДК 598.112.1.(47—57):576.312.37

В. В. Манило

КАРИОТИПЫ ГЕККОНОВ РОДОВ ALSOPHYLAX И CROSSOBAMON

Систематическое положение некоторых видов гекконов рода *Alsophylax* до недавнего времени не было выяснено. Так, *A. laevis,* в 1907 г. описанный А. М. Никольским, в 1934 г. был сведен С. А. Черновым в синоним с *A. pipiens,* а в 1955 г. О. П. Богданов выделил его снова в отдельный вид. Таджикский геккончик (*A. tadjikiensis*), первоначально описанный М. Л. Голубевым (1979) в качестве подвида *A. laevis,* им же в 1984 г. переведен в ранг вида. В 1979 г. М. Л. Голубев и Т. С. Саттаров описали новый подвид панцирного геккончика *A. loricatus szczerbaki.* Таким образом, выяснилось, что род *Alsophylax* в настоящее время представлен в фауне СССР 5 видами (Щербак, Голубев, 1977; Голубев, 1979; Еремченко, Щербак, 1984; Голубев, 1984). В данной работе приводится описание их хромосомных наборов, уточняется систематическое положение некоторых видов, прослеживаются пути эволюции, механизмы хромосомных преобразований в кариотипах, выявлены внутрииндивидуальные хромосомные изменения в диплоидном наборе гладкого геккончика.

Род *Crossobamon* в фауне СССР представлен единственным видом *C. eversmahii,* хромосомный набор которого мы также описываем впервые.

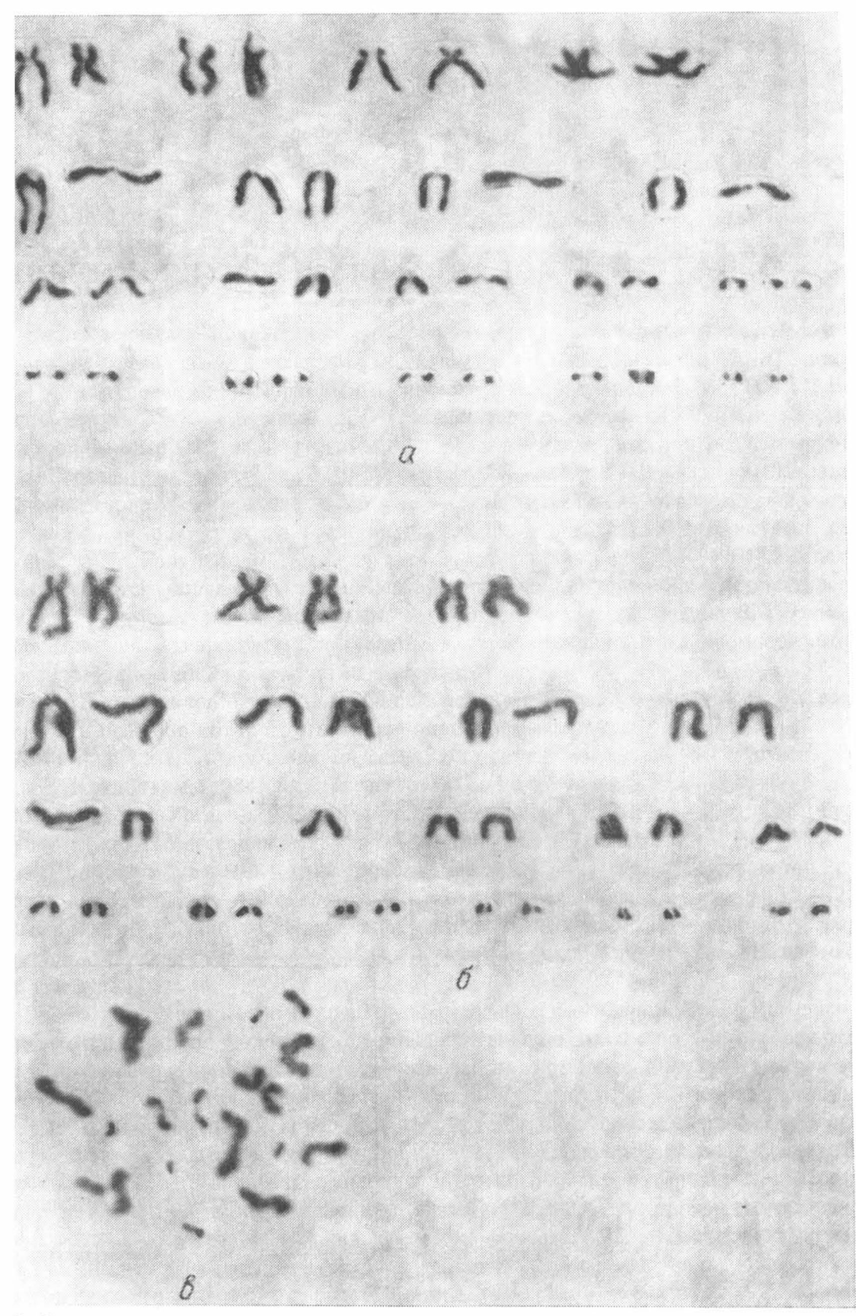
Материал. *A. loricatus loricatus* Strauch — 4♂, 2♀, 1 juv. из Таджикистана, г. Канибадам, 1984. *A. l. szczerbaki* Golubev et Sattorow — 6♂, 2♀, Туркмения, Куня-Ургенч, 1983—1984 гг. *A. laevis* Nikolski — 3♂, 3♀, Туркмения, плато Мешхед-и-Мессериан, 1983 г. *A. tadjikiensis* Golubev — 2♂, 2♀, Таджикистан, пос. Сумбула, 1984 г. *A. pipiens* Pallas — 7♂, 1♀, Казахстан, с. Чабан-Казган, 1983, 1985 гг. *A. tokobajevi* Jeriomtsenko et Szczerbak — 2♂, 3♀, Киргизия, бас. р. Алабуга; Нарынская обл., с. Конгорчок, 1984—1985 гг. *Crossobamon eversmanni* Wiegman — 3♂, 2♀, Туркмения, окр. Гяурса; окр. Бахардока, 1982, 1985 гг.

Методика. Хромосомные препараты получены по общепринятой методике из клеток кишечника, крови и семенников предварительно колхицинированных животных. Окраску препаратов производили азур-эозином по Романовскому. Для получения большого количества метафазных пластин животным вводили фитогемаглютинин (ФГА “DIFCO”) и гонадотропин хореонический, которые повышают митотическую активность клеток крови и гонад (Princee, de Boer, 1983). Введение метагенных препаратов начинали на 3—4-й день после поступления животного в лабораторию. Этого срока достаточно для его адаптации к условиям обитания в неволе. Первую инъекцию ФГА делали за 72 ч до умерщвления животного из расчета 0,02 мл/г массы, а гонадотропина — за 60 ч из расчета 50 ед/г массы животного. Через 24 ч инъекцию этих препаратов повторяли в той же дозировке, но в день введения колхицина метагенные препараты желательно не вводить. Накапливание метафазных пластин с помощью этих веществ дает возможность уменьшить время действия колхицина на организм животного до 3—4 ч и тем самым получить метафазные пластинки с менее спирализованными хромосомами (преметафазные), которые легче идентифицировать и использовать для дифференциального окрашивания.

Было проанализировано не менее 30 метафазных пластин каждого вида животных. Идентификацию хромосом проводили согласно классификации, предложенной Леваном с соавторами (Levan et al., 1964). Микрофотографии получены на микроскопе NU-2 (Об. 100, ок. 12,5) на фотопленку «Микрат-300».

Результаты и обсуждение. Предварительные данные по кариотипам большинства видов рода *Alsophylax* опубликованы ранее (Манило, 1985), но в результате дальнейших исследований нами была уточнена

риограммы видов:
ricatus, 2n=36, NF=42; *б — A. l. loricatus*, 2n=36, NF=44; *в — A. l. szczerbaki*, 2n=36,
фрами обозначены № хромосомных пар.



2. Кариограммы видов:
. *laevis*, 2n=36, NF=44; *б — A. laevis*, 2n=36, NF=42; *в* — хромосомная пластинка сперма-
а II, метафаза *A. laevis*

ктура некоторых хромосом в наборах и изменена их формула. хромосомного анализа было картировано по 5 метафазных пластин дого вида.

A. loricatus — 2n=36, из них 20 крупных и 16 мелких. Крупные в раз превышают по размеру самые мелкие (Захаров и др., 1982). ьшинство клеток имели 3 пары двуплечих хромосом: 2-я пара иета-, 4 и 11-я субтело-, остальные 15 — акроцентрические, число NF=42 (таблица, рис. 1, *а*). Половые хромосомы не обнаружены. ейотических клетках на стадии метафазы I (диакинеза) присутст-

вовали 18 кольцеобразных и палочковидных бивалентов, а на стадии метафазы II—18 хромосом.

A. l. szczerbaki — 2n=36, в том числе 20 крупных и 16 мелких хромосом. 2 и 5-я пары хромосомного набора субтело-, 3-я субмета-, остальные 15 пар — акроцентрические. Число плеч NF=42 (таблица, рис. 1, *б*). Половые хромосомы цитологически не идентифицировались. В мейотических клетках на стадии метафазы I присутствовали 18 кольцеобразных бивалентов, а на стадии метафазы II — 18 хромосом.

A. laevis — 2n=36, из них 24 крупных и 12 мелких, 3-я пара набора представлена субтело-, 4-я субмета-, 5-я метацентрическими хромосомами, а 2-я — гетероморфна, состоит из субтело- и метацентрической хромосом, а остальные 14 пар хромосом — макроцентрические. Число плеч NF=44 (таблица, рис. 2, *а*). Наряду с данным кариотипом у одного из исследуемых животных на препаратах крови и гонад было обнаружено 6 клеток с несколько иным кариотипом: 5-я пара хромосом акроцентрическая и число плеч NF соответственно равно 42 (рис. 2, *б, в*). Половые хромосомы не обнаружены.

A. tadjikiensis — 2n=36 состоит из 22 крупных и 14 мелких хромосом, 2 и 3-я пары диплоидного набора представлены субтело-, 4-я пара субмета-, остальные 15 пар акроцентрические, число плеч NF=42 (таблица, рис. 4, *б*). Половые хромосомы цитологически не идентифицировались. Из 40 мейотических клеток, изученных на стадии метафазы I и метафазы II, 10 содержали 17 бивалентов или хромосом, остальные 30—18.

A. pipiens — 2n=36 состоит из 20 крупных и 16 мелких хромосом, 2 и 4-я пары субтело-, 3-я субмета-, остальные 15 — акроцентрические, личество плеч NF=42 (таблица, рис. 3, *б, в*). Половые хромосомы цитологически не выявлены. В мейотических клетках на стадии метафазы I присутствуют 18 кольцеобразных бивалентов, а на стадии метафазы II — 18 хромосом.

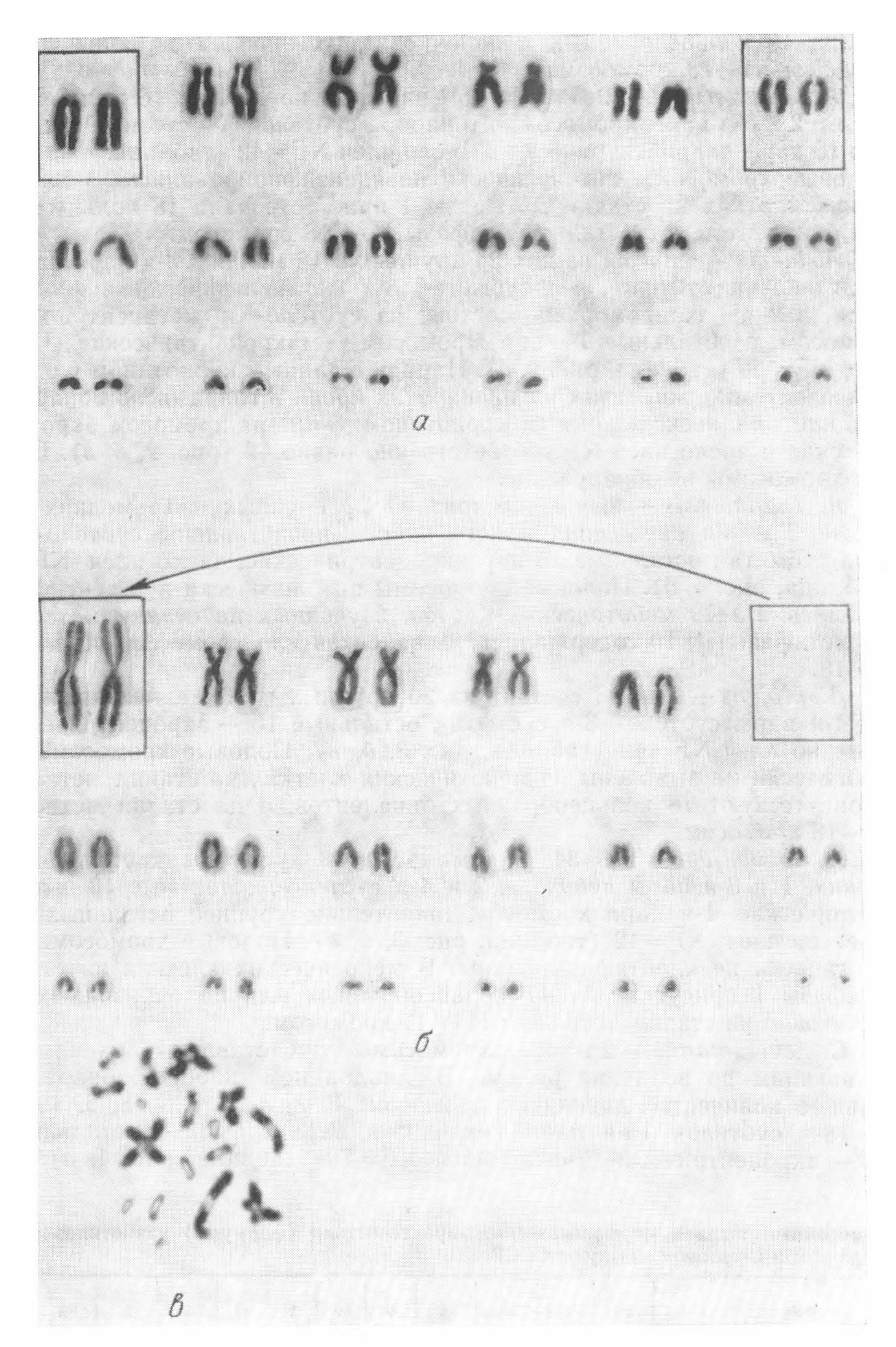
A. tokobajevi — 2n=34, в том числе 18 хромосом крупных и 16 мелких, 1 и 3-я пары субмета-, 2 и 4-я субтело-, остальные 13 — акроцентрические. 1-я пара хромосом значительно крупнее остальных. Количество плеч NF=42 (таблица, рис. 3, *б, в*). Половые хромосомы цитологически не идентифицированы. В мейотических клетках на стадии метафазы I присутствуют 17 кольцеобразных или палочковидных бивалентов, а на стадии метафазы II — 17 хромосом.

C. eversmanni — 2n=42. Хромосомы представлены равномерно убывающим по величине рядом. В диплоидном наборе обнаружено большое количество двуплечих хромосом: 1, 2, 3, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 13, 17, 18-я субтело-, 15-я пара мета-, 19-я пара субмета-, остальные 7 пар — акроцентрические, число плеч NF=70 (таблица, рис. 4, *а*). По-

Хромосомные числа и морфологические характеристики (формулы) кариотипов родов *Alsophylax* и *Crossobamon* фауны СССР

Вид	V	sV	T	sT	A	v	sv	t	st	a	L	2n	NF
A. l. loricatus	—	2	—	2	16	—	—	—	2	14	—	36	42
A. l. szczerbaki	—	2	—	4	14	—	—	—	—	16	—	36	42
A. laevis	3	2	—	3	16	—	—	—	—	12	—	36	44
A. tadjikiensis	—	2	—	4	16	—	—	—	—	14	—	36	42
A. pipiens	—	2	—	4	16	—	—	—	—	16	—	36	42
A. tokobajevi	2	2	—	4	10	—	—	—	—	16	—	34	42
C. eversmanni	—	—	—	22	6	2	2	—	2	8	—	42	70

Примечание: V(v) — метацентрические; sV(sv) — субметацентрические; T(t) — телоцентрические; sT(st) — субтелоцентрические; A(a) — акроцентрические; L — точечные; 2n — диплоидный набор; NF — число плеч.



3. Кариограммы видов:
pipiens, 2n=36, NF=42; *б* — *A. tokobajevi*, 2n=34, NF=42; рамкой выделены хромосомные предположительно участвующие в робертсоновском слиянии; *в* — хромосомная пластинка атоцита II, метафаза *A. tokobajevi*.

іе хромосомы цитологически не обнаружены. В мейотических клет- на стадии метафазы I присутствуют 21 кольцеобразный или па- овидный биваленты, а метафазы II — 21 хромосома.

Результаты наших исследований позволяют провести ревизию ро- *lsophylax* фауны СССР с учетом кариологических данных, а также ледить эволюцию кариотипов отдельных видов данного рода.

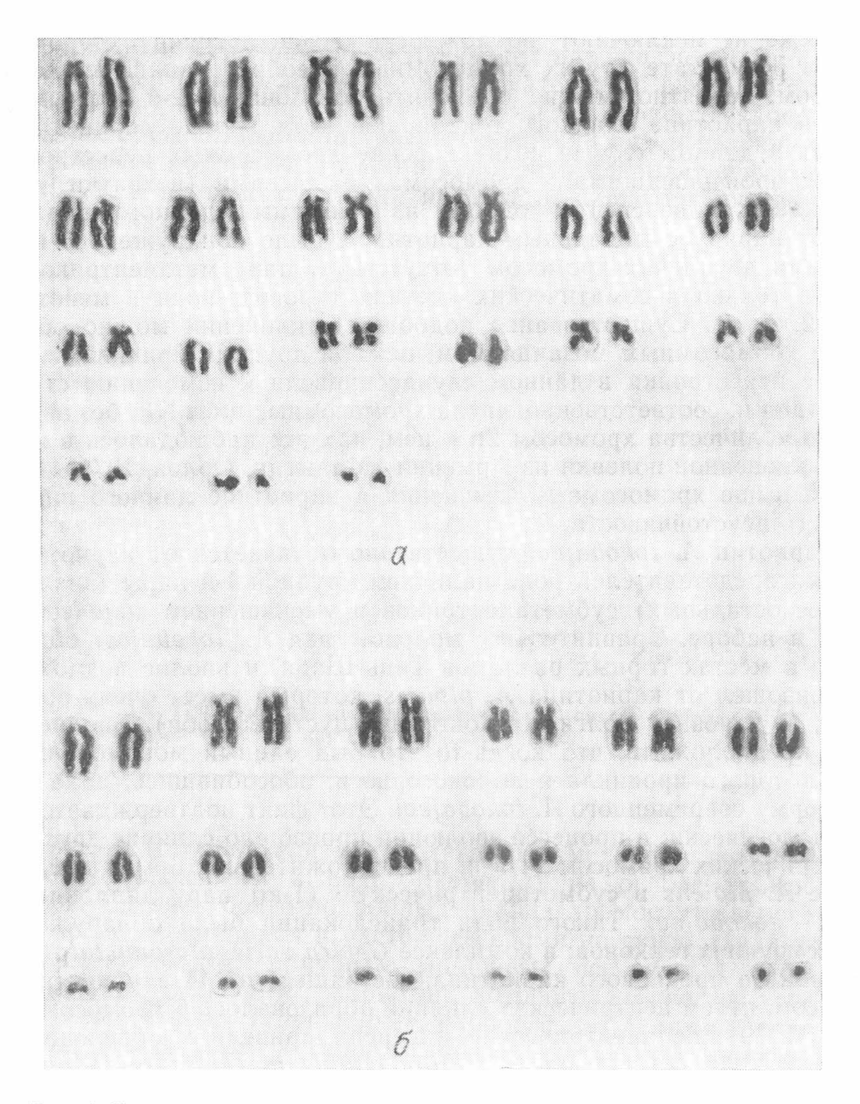


Рис. 4. Кариограммы видов:
а — *C. eversmanni*, 2n=42, Nf=70; *б* — *A. tadjikiensis*, 2n=36, NF=42.

Хромосомные наборы двух подвидов *A. loricatus* различаются по морфологии хромосом 3 и 11-й пар, что дает основание предполагать их видовую самостоятельность. Обнаружение различий в хромосомном наборе *A. laevis* и *A. tadjikiensis* (рис. 2, *а*, 4, *б*) еще раз подтверждает правильность выделения таджикского геккончика в отдельный вид.

Как уже было отмечено, во 2-й паре диплоидного набора *A. laevis* выявлен гетероморфизм. Подобные явления внутри индивидуальных хромосомных изменений описывались и ранее в кариотипах других групп животных, так, в кариотипе *Hyla arborea japonica* отмечен гетероморфизм в 6-й паре хромосом, которые морфологически не отличались (обе субметацентричны), но имели спутничные хромосомы, и одна была значительно короче другой (Seto, Makino, 1964). В кариотипе самцов 2 хромосомных рас *Gehira* М. Кингом (King, 1979) обнаружен гетероморфизм 1 и 8-й пар хромосом. В 4-й паре аутосом диплоидного набора *Tropidurus torguatus* также выявлен гетероморфизм, возникший по мнению авторов (Becak et al., 1972), как следствие неравного кроссинговера в 4-й паре нормального диплоидного набора хромосом. Авто-

ры также не исключают возможности возникновения гетероморфной пары в результате других хромосомных преобразований. Аналогичным способом, вероятно, можно объяснить образование 2-й гетероморфной пары в кариотипе гладкого геккончика, хотя вполне справедливо допустить в данном случае возникновение хромосомных перестроек, вызванных произошедшими в хромосомах разрывами (нехватки, делеции, дупликации, инверсии). У одного из животных данного вида (преп. № 176) наряду с модальным кариотипом было обнаружено 6 клеток с 3 парами двуплечих хромосом (отсутствует пара метацентриков), причем, не только в соматических клетках (крови), но и в мейотических (рис. 2, *б, в*). Существование подобных отклонений можно объяснить скорее хромосомным мозаицизмом, нежели другими причинами. Хромосомные перестройки в данном случае привели к изменению структуры кариотипа и, соответственно, числа хромосомных плеч NF, без изменения общего количества хромосом 2n в нем, как это наблюдалось в кариотипе обыкновенной полевки из Армении (Малыгин, Орлов, 1975). Все указанные выше хромосомные изменения в кариотипе данного вида говорят о его неустойчивости.

Кариотип *A. tokobajevi* существенно отличается от кариотипов остальных представителей рода наличием крупной 1-й пары (значительно крупнее остальных) субметацентриков и уменьшением количества хромосом в наборе. Сравнительно молодой вид *A. tokobajevi* обнаружен только в местах горных разломов Тянь-Шаня, и вполне возможно, что он произошел от кариотипа *A. pipiens*, который имеет очень обширный ареал; от низовьев Волги до Монголии (пустыня Гоби). Вполне естественно предположить, что когда-то это был единый мономорфный вид, часть которого проникла в высокогорье и, обособившись, дала предковую форму современного *A. tokobajevi*. Этот факт подтверждается также и кариологически: в процессе эволюции произошло слияние двух пар акроцентрических хромосом (1-й и, предположительно, 6-й) в диплоидном наборе *A. pipiens* в субметацентрическую (1-ю) пару диплоидного набора *A. tokobajevi*. Такого рода транслокации были обнаружены и в других группах гекконов: в комплексе *Gehira variegata-punctata* из предполагаемого предкового кариотипа, состоящего из 44 акроцентрических хромосом, путем центрических слияний образовалось 6 хромосомных рас (King, 1979), перицентрические инверсии привели к образованию нескольких хромосомных рас у *Phillodactylus marmoratus* (King, 1977). В результате кариологического исследования *Gehira purpurascens* было установлено, что Z-хромосома самцов произошла от слияния двух акроцентрических хромосом предполагаемого предкового кариотипа рода *Gehira* с 2n=44 (Moritz, 1984).

Ранее мы высказывали предположение о том, что для гекконов рода *Alsophylax* исходным в эволюционном отношении является кариотип, состоящий из 38 акроцентрических хромосом (Манило, 1985). На основании внешнеморфологических и зоогеографических данных М. Л. Голубев (1982, 1985) высказал предположение, что род *Tropiocolotes*, в частности одна из его ветвей — *Asiocolotes* — явилась предковой для *Alsophylax*. На основании обширного краниологического материала Клюге (Kluge, 1967) сделал вывод, что в подсемействе Gekkoninae на всех континентах распространение, сопровождавшееся видообразованием, происходило в направлении от тропиков к полюсам. Таким образом, можно предположить, что гекконы нашей фауны также произошли от более южных тропических форм. В настоящее время известен кариотип одного из представителей *Tropiocolotes* — *T. steudneri* из Израиля (Werner, 1956), который состоит из 38 акроцентрических хромосом.

Учитывая все вышеизложенное, можно более утвердительно сделать вывод, что предковый кариотип *Alsophylax* состоял из 38 акроцентрических хромосом и имел определенное родство с *Tropiocolotes* (рис. 5). Эволюция его сопровождалась уменьшением диплоидного набора до

34, 36 хромосом с возникновением двуплечих пар, но, по-видимому, без нарушения общего баланса хромосомного материала. По такому же пути шла эволюция кариотипов и некоторых австралийских гекконов. Так, хромосомные расы *Diplodactilus vittatus* возникли путем редукции количества хромосом до 2n=34, 2n=36 и приобрели метацентрические пары (King, 1977), а их гипотетический предковый кариотип состоял из 38 акроцентрических хромосом.



Рис. 5. Предполагаемые филогенетические связи в роде *Alsophylax* с учетом кариологических данных.

На рис. 5 мы показали предполагаемый механизм возникновения филогенетических связей в роде *Alsophylax* на основе хромосомных перестроек. Сделать более подробный анализ хромосомных преобразований в процессе эволюции в настоящее время не предоставляется возможным по нескольким причинам. Во-первых, все виды *Alsophylax*, за исключением *A. przewalski*, кариотип которого неизвестен, эндемики Средней Азии, а виды *Tropiocolotes*, наоборот, в Среднюю Азию не заходят. Род *Tropiocolotes* в кариологическом отношении практически не изучен, за исключением одного вида, о котором мы уже упоминали; ареал этого рода доходит только до Юго-Западной Азии, т. е. нам пока не доступен. Во-вторых, в литературе имеются крайне скудные сведения по кариосистематике гекконов Палеарктики, а по видам, описываемым в данной работе, отсутствуют.

Род *Crossobamon* представлен в СССР одним видом, два остальных — *C. eversmanni limsdeni* и *C. orientalis* — обитают за его пределами, и их кариотипы пока неизвестны.

Автор благодарит Н. Н. Щербака, Н. Н. Воронцова, Е. А. Ляпунову, Л. А. Куприянову, М. Л. Голубева за оказание консультативной помощи и предоставление материала для исследования.

Богданов О. П. О видовой самостоятельности Alsophilax laevis и его распространение в Узбекистане // Докл. АН СССР.— 1955.— 101, № 5.— С. 959—960.

Голубев М. Л. О географической изменчивости и таксономии гладкого геккончика Alsophilax laevis Nikolski, 1905 (Sauria, Gekkonidae // Экология и систематика амфибий и рептилий.— Л., 1979.— С. 55—64.— (Тр. Зоол. Ин-та АН СССР; Т. 89).

Голубев М. Л., Сатторов Т. О подвидах у панцирного геккончика Alsophilax loricatus Strauch 1988 (Reptilia, Sauria, Gekkonidae) // Вестн. зоологии.— 1979.— № 5.— С. 18—24.

Голубев М. Л. Alsophilax tadjikiensis Golubev, stat. n. (Alsophilax laevis tadjikiensis Golubev, 1979; 62 // Там же.— 1984.— № 2.— С. 73.

Еремченко В. К., Щербак Н. Н. Новый вид геккона (Reptilia, Gekkonidae) из Тянь-Шаня // Там же.— 1984.— № 2.— С. 46—50.

Захаров А. Ф., Бенюш В. А., Кулешов Н. П., Барановская Л. И. Хромосомы человека. Атлас.— М.: Медицина, 1982.— 263 с.
Манило В. В. Кариотипы гекконов фауны СССР // Вопросы герпетологии.— Ташкент, 1985.— 132 с.
Малыгин В. М., Орлов В. Н. Хромосомные мозаики в популяции 54-хромосомной обыкновенной полевки Microtus subarvalis Армении // Систематика и цитогенетика млекопитающих.— М., 1975.— С. 28—29.
Чернов С. А. Пресмыкающиеся Туркмении //Тр. Совета по изучению производительных сил.— Л., 1934.— Вып. 6.— С. 252—290.
Щербак Н. Н., Голубев М. Л. Взаимоотношение родов Gimnodactilus и Alsophilax и их внутриродовая структура // Вопросы герпетологии.— Л., 1977.— 237 с.
Никольский А. М. Alsophylax laevis sp. nov. (Gekkonidarum) Ежегодн. зоол. музея АН, 1907, **10**, № 3/4.— С. 333—335.
Becak M. L., Becak W., Denaro L. Chromosome polimorphysm, geographical variation and kariotipes in Sauria // Cariologia.— 1972.— 25.— P. 313—326.
Golubev M. L. Size, structure, and relations of the Tropiocolotes (Gekkonidae) // Abstracts. Third ordinary general meeting of Societas Herpetologica Europaea.— Prague, 1985.— P. 65.
King M. Chromosomal and morphometric variation in the Gekko Diplodactilus vittatus (Gray) // Aust. J. Zool.— 1977.— **25**.— P. 43—57.
King M., King D. An Additional Chromosome Rase Phyllodactylus marmoratus (Grau) (Reptilia: Gekkonidae) and its Phylogenetic Implications // Ibid.— 1977.— **25**.— P. 667—672.
King M. Kariotipic Evolution in Gehira (Gekkonidae: Reptilia) I. The Gehira variegata-punctata Complex // Aust. J. Zool.— 1979.— **27**.— P. 373—393.
Kluge A. G. Higher taxonomic categories of Gekkonid lizards and their evolution // Bull. Amer. Mus. Natur. hist.— 1967.— **135**.— P. 1—59.
Levan A., Fredca K., Sandberg A. A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas.— 1964.—**52**.— P. 201—220.
Moritz C. The evolution of a highly variable sex chromosome in Gehira purpurascens (Gekkonidae) // Chromosoma (Berl.).— 1984.— **90**.— P. 111—119.
Princee F. P. O., de Boer L. E. M. A new technigue for Obtaining Chromosome preparation of small Reptiles // CIS.— 1983.— **4**.— P. 3—5.
Seto T., Makino S. On the heteromorphism in an autosomal Pair in the Japanese tree frog // Proc. Japan Acad.— 1964.— **40**, N 10.— P. 862—865.
Werner Y. L. Chromosome numbers of some male geckos (Reptilia: Gekkonidae) //Israel J. Zool.— 1956.— **5B**.— P. 319.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР
Получено 17.09.84

УДК 591.483:599.573

Я. Р. Синельников, Н. Г. Самойлов

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКИЙ И ИНФОРМАЦИОННЫЙ АНАЛИЗ НЕРВОВ ЯЗЫКА ПОЗВОНОЧНЫХ

Вопрос об иннервации языка у позвоночных в литературе освещен довольно подробно. Однако, как правило, различными авторами ставились частные задачи: одни изучали распределение нервов в его слизистой оболочке (Eerelman, Jonxis, 1930; Szymonowicz, 1936; Волкова, 1956; Виноградова, 1959), другие исследовали иннервацию его вкусовых сосочков или мышц (Bromer, 1882; Fusari, Panasci, 1891; Haschimoto, 1934; Райская, 1962), третьи описывали ганглиозный аппарат или внутриствольное строение нервов языка (Stewart, 1920; Gellert, 1932; Okamura, 1936; Богданович, 1953, 1957; Кочкина, 1957 и др.). Кроме того, изучение нервов языка было проведено на представителях разных классов позвоночных, причем, подбор животных для исследования осуществлялся, в основном, исходя из их систематического положения, практически без учета особенностей образа жизни вида, способа питания, обработки пищи в ротовой полости и участия языка в звуковой сигнализации. Следовательно, в литературе отсутствуют работы, где бы нервы языка были исследованы у всех классов позвоночных с учетом иннервации всех компонентов этого органа.

Нами была предпринята попытка сравнительно-анатомического комплексного изучения источников иннервации языка позвоночных, распределения нервов во всех его структурных компонентах и миелоархитектоники его нервного аппарата; на основании